Pedobiologia, Bd. 2, S. 15—40 (1962)

Les Collemboles édaphiques du Jardin Botanique de Toulouse (France) Essai de Biocénotique Dynamique

Par PAUL CASSAGNAU et ODETTE ROUQUET

Avec 11 figures dans le texte

(Reçu le 15 Novembre 1961)

Table des matières

1 Introduction

Nous n'insisterons pas sur l'importance du rôle joué par les Collemboles au sein du complexe édaphique. C'est là un point mis en évidence depuis déjà de nombreuses années et sur lequel les auteurs sont souvent revenus.

"La prééminence des Collemboles comme indices écologiques ne fait aucun doute. Celà tient à plusieurs raisons:

1. Les Collemboles sont, avec les Acariens, les plus nombreux des animaux du sol.
2. Ils se reproduisent presque tout le temps au cours de l'année, dés que les conditions microclimatiques deviennent favorables.
3. Leur cycle vital jusqu'à l'état adulte prend peu de temps de telle sorte que les conditions favorables ne tarderont pas à agir sur la population totale.
4. Leur respiration étant cutanée, ils sont très étroitement dépendants des variations microclimatiques et tout particulièrement des variations de l'humidité" (DELAMARE 1951).

L'étude écologique des Collemboles du Jardin Botanique présente à cet égard un certain nombre de points intéressants:

a) L'existence d'une faune originale d'origines variées et trés diversifiée: on rencontre côte à côte des espèces cosmopolites, des espèces introduites, des espèces propres à la faune locale.

b) Sur un espace restreint, la possibilité de comparer des milieux proches mais différents par leurs caractères écoclimatiques.

c) La facilité d'une étude écologique directe des populations sans que puissent intervenir les structures pédologiques (les milieux étudiés ne sont pas des sols naturels), ni les structures phytosociologiques (la végétation du Jardin Botanique échappe évidemment à toute classification écologique).

d) La possibilité de suivre les populations toute l'année du fait que les milieux sont accessibles en toutes saisons.

e) Les données climatiques fournies par la station de météorologie du Jardin Botanique.

(Il nous est agréable de remercier à cette occasion Monsieur GRAULHE, Directeur du Jardin, pour l'amabilité avec laquelle nous avons toujours été reçus dans son service.)

2 Méthodes et techniques

2.1 Récolte de la Microfaune

Les prélèvements (de 300 à 500 cm³) ont été faits à intervalles plus ou moins réguliers dans les 5 milieux suivants:

1. humus de lierre
2. terre
3. mousses sur briques
4. mousses sur le sol
5. mousses sur bassin

Nous avons effectué 20 prélèvements aux dates suivantes:

1—14 décembre 1959	11— 2 juin 1960
2— 5 janvier 1960	12—30 juin
3—14 janvier	13—21 juillet
4—28 janvier	14—14 août
5—11 février	15— 9 septembre
6—29 février	16— 3 octobre
7—14 mars	17—20 octobre
8—29 mars	18— 7 novembre
9—21 avril	19—14 novembre
10— 5 mai	20—19 décembre

Le Jardin Botanique étant à proximité du Laboratoire, ces prélèvements ont été traités immédiatement. Nous avons utilisé l'appareil de Berlèse, placé à la température du Laboratoire, soit aux environs de 20°.

2.2 Mesures des différents facteurs du Milieu

Les relevés de température et de pluviosité, pendant la période considérée, nous ont été communiqués par la Station du Jardin Botanique.

Les variations thermiques journalières dans les milieux 1 et 2 nous ont été données par une sonde enregistreuse Richard.

Afin de connaître les variations possibles de l'humidité dans les milieux et l'écart moyen entre les extrêmes, nous avons effectué le calcul du pourcentage d'eau de pluie retenue à diverses périodes. Pour cela, nous avons pesé une première fois les échantillons qui venaient d'être récoltés. Ces échantillons ont été ensuite mis à l'étuve à 40° pour subir un dessèchement, et 8 jours après, ils ont été à nouveau pesés. La différence entre les 2 pesées, considérée par rapport au poids initial, nous a donné le pourcentage d'eau retenue.

2.3 Méthode d'étude des populations

Le comptage précis du nombre d'individus des différentes espèces est peu intéressant. Nous avons surtout considéré les classes d'abondance.

Les classes sont ainsi délimitées:

classe I: 1— 5 individus par prélèvement
classe II: 5— 10 individus par prélèvement
classe III: 10— 20 individus par prélèvement
classe IV: 20— 50 individus par prélèvement
classe V: 50—100 individus par prélèvement
classe VI: 100—500 individus par prélèvement
classe VII: >500 individus par prélèvement

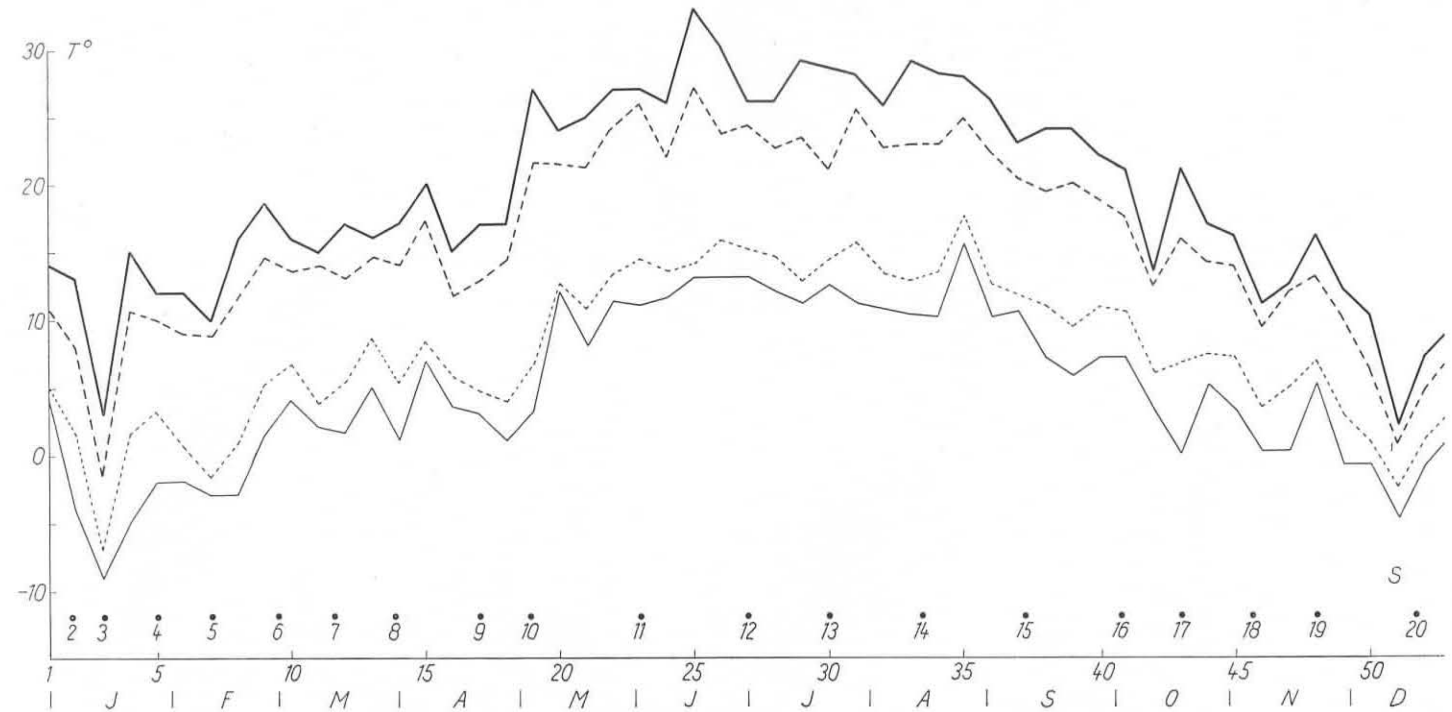


Fig. 1. Variations thermiques sous abri enregistrées du 28 décembre 1959 au 2 Janvier 1961.
maximum absolu: traits épais
minimum absolu: trait fin
moyenne des maxima: tirets épais
moyenne des minima: tirets fins
Les chiffres au-dessus de la ligne des abcisses correspondent aux numéros des prélèvements. Ceux situés au-dessous, au numérotage des semaines de 5 en 5.

Dans les figures 6 à 10, les symboles utilisés sont ceux définis dans CASSAGNAU 1961.
La fréquence des espèces sera donnée par un coefficient de fréquence ainsi calculé:

$$Cf = \frac{Pa}{P} \times 100$$

où Pa est le nombre de prélèvements où se trouve l'espèce A. P est le nombre total de prélèvements effectués.

Le petit nombre d'espèces considérées nous a permis de déterminer les espèces substitutives ou affines sans faire appel au calcul d'un coefficient d'affinité cénotique.

3 Etude du milieu

3.1 Le Jardin Botanique

Le Jardin Botanique est aménagé sur un terrain rectangulaire attenant au mur du Museum. Il est limité d'une part par l'allée centrale du Jardin des Plantes et une allée secondaire qui lui est perpendiculaire, et d'autre part par une serre construite parallèlement à l'allée centrale.

Le Jardin est divisé en six parcelles par trois grandes allées: aa' et bb' parallèles, cc' perpendiculaire aux deux autres. Aux carrefours de ces allées, deux bassins ont été construits: l'un au Nord-Est (n° 1), l'autre au Nord-Ouest (n° 2). Les six parcelles sont divisées chacune en douze platebandes.

Le Jardin se trouve dans une partie basse de la ville, à 144 mètres d'altitude, sa longitude est de 1°22 Est, sa latitude de 43°37 Nord.

Il occupe un espace réduit, tous ses points sont à la même altitude et ont la même exposition. Mais certains obstacles entourant le jardin (murs, arbres, haies ...) font varier les éléments atmosphériques et créent des microclimats.

Au point de vue de climatologie générale, Toulouse est soumis d'une part à l'action méditerranéenne et à la sècheresse due au vent Sud-Est, d'autre part à l'action océanique avec humidité: vent Sud Ouest-Ouest. Elle est également soumise à l'action pyrénéenne du Sud avec refroidissement: pluie, neige, et à l'action du Massif Central (Nord-Est) amenant le froid et la fraîcheur de l'été. L'hiver est court et Février, très ensoleillé, provoque le départ de la végétation.

En résumé, nous pouvons dire qu'il s'agit d'un climat sub-méditerranéen à saison sèche inférieure à 2 mois, à saison sub-sèche inférieure à 3 mois.

Mais ces données climatiques ont été prises à l'Observatoire de Toulouse. Or, on a constaté que le Jardin Botanique était plus humide et moins chaud. On peut expliquer ce fait:
1. par une différence d'altitude
2. par l'humidité atmosphérique plus élevée.

En effet le Jardin est à 144 m d'altitude alors que l'Observatoire est à 195 m. Dans le Jardin on trouve une végétation arborescente et des pelouses abondamment arrosées. Il s'ensuit que l'état hygrométrique est élevé; les brouillards persistent plus longtemps. De plus, le Jardin, abrité, subit moins que les hauteurs toulousaines l'influence des vents desséchants. Au Nord de ce Jardin le mur du Museum réfléchit la chaleur, de même que les façades des amphithéatres à l'Ouest. Au Sud et à l'Est, de grand arbres et de hautes haies donnent de l'ombre une partie de la journée. De ce fait, les différentes parcelles du Jardin ne subissent pas rigoureusement les mêmes conditions climatiques.

Pour la période considérée, soit l'année 1960, nous avons relevé les données climatiques suivantes:

Tableau 1

Pluviosité enregistrée au J. B. au cours de l'année 1960 (Détail, en mm de pluie)

Janvier	Février	Mars
Du 3 au 5: 7,6	Du 5 au 13: 7	Du 1 au 3: 6
Du 11 au 16:17,4	Du 17 au 20: 5,1	Du 7 au 13:33,7
Du 25 au 26: 6,7	Du 22 au 24:13,6	Du 15 au 17:23,2
Du 28 au 29:11,7		Du 26 au 31: 8,5
Avril	**Mai**	**Juin**
Le 5:2,9		Le 2: 2
Du 13 au 17:2,8	Du 16 au 17:14,9	Du 6 au 7: 3,1
Du 21 au 22:2	Du 20 au 24:11,9	Le 14: 3,8
		Du 24 au 27:23,9

Juillet	Août	Septembre
Du 1° au 4:14,6	Du 1 au 8:31,3	Du 4 au 8:45
Du 8 au 9: 5,1	Du 12 au 15:41,7	Le 13: 3
Le 15: 9	Le 19:10,2	Du 16 au 21:26,6
Du 19 au 20: 3,6	Du 26 au 27: 1	Du 27 au 29:15,6
Le 25: 2,5		
Le 30: 9,8		

Octobre	Novembre	Décembre
Du 1 au 13:107,3	Du 5 au 7:11,6	Du 2 au 3: 1,6
Du 20 au 23: 8,5	Du 10 au 13:10,1	Du 6 au 11:35
Du 26 au 30: 24,7	Du 16 au 20:11,8	Du 15 au 23:31,1
	Du 22 au 25:14,1	Du 26 au 31:32,6
	Du 28 au 29:20,9	

a) La température relevée sous abri;

La figure 1 porte 4 courbes correspondant:
- aux maxima absolus
- à la moyenne des maxima
- à la moyenne des minima
- aux minima absolus

Nous constatons que pour l'année 1960 le minimum absolu a été de —9° en janvier. La période la plus chaude s'est située au mois de juin, contrairement à la normale. Le maximum fut de 33° dans la 3ème semaine de juin.

b) La Pluviosité:

Dans un premier graphique (fig. 2), nous avons porté en abscisses les mois et en ordonnées les millimètres d'eau tombée. Nous notons un très net minimum en avril (7 mm d'eau seulement) et une augmentation de la pluviosité pendant les mois d'été pour arriver au maximum de 140 mm d'eau en octobre.

Le tableau 1 porte le détail, jour par jour, des chutes de pluie pendant la période considérée.

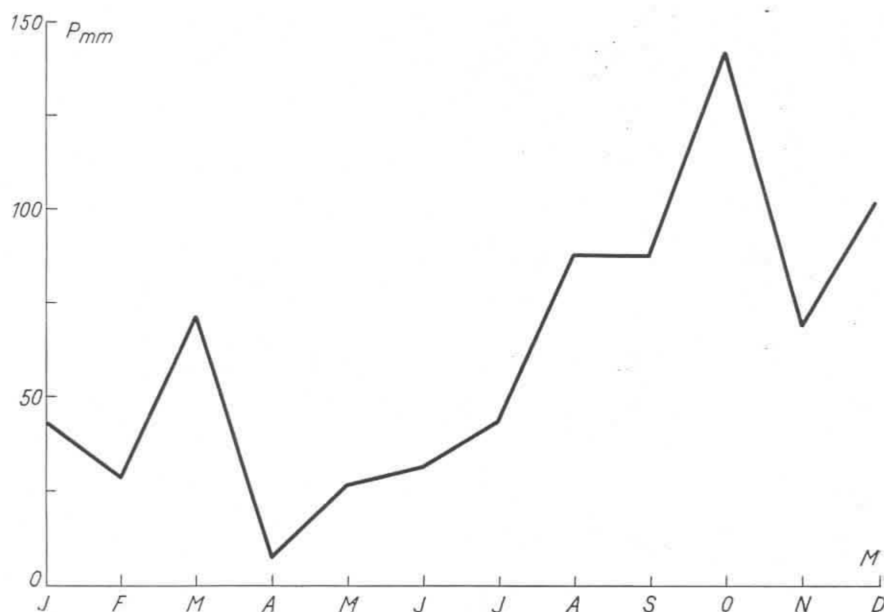


Fig. 2. Pluviosité enregistrée au J. B. au cours de l'année 1960 (en millimètres de pluie).

3.2 Les habitats ètudiés

Nous avons analysé cinq milieux:

1. Humus de lierre
2. Terre plus ou moins minérale
3. Mousses sur bordures de briques
4. Mousses sur le sol
5. Mousses sur la margelle d'un bassin

3.21 Leur position

Nous avons fait les prélèvements en bordure Sud-Est des parcelles 4 et 5 et sur le bassin 2.

Nous avons choisi cette zone pour plusieurs raisons: tout d'abord, c'est une zone abritée en raison des nombreux arbres que l'on y rencontre; par ailleurs, on note une légère déclivité du Jardin vers le Sud-Est, due aux procédés d'arrosage d'autrefois; de ce fait, l'humidité est plus grande au niveau du sol, surtout en saison pluvieuse. En outre, dans ce secteur de Toulouse, on trouve une nappe phréatique peu profonde, ce qui entraine une abondance de mousses sur les zones non béchées et les bordures de briques.

3.22 Description et données morphologiques

MILIEU 1

Ce milieu est constitué par une couche d'humus de lierre et de fusain de 10 à 20 cm d'épaisseur, située au-dessus d'une murette de briques. Il est protégé par un buisson de buis et de

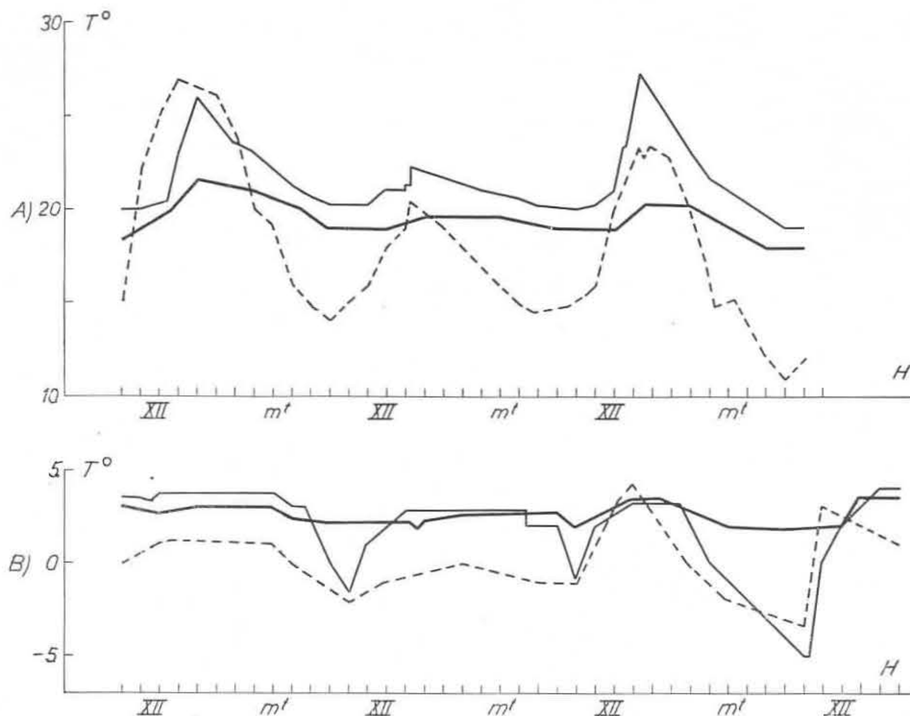


Fig. 3. Variations thermiques enregistrées dans les milieux 1 (trait épais), 2 (trait fin), et sous abri (tirets).
A: du 27 au 30 mai 1960.
B: du 14 au 17 janvier 1960.

lierre. Il forme la bordure Sud-Est du Jardin Botanique. Il est constitué de matière organique presque pure avec des traces minérales. C'est une structure très aérée, très perméable.

Au point de vue microclimatique, ce milieu est caractérisé par la protection du buisson de fusain et l'écran du lierre; de ce fait, il n'est jamais directement frappé par les rayons solaires. Il en résulte:

1. des fluctuations thermiques tempérées (voir figure 3);
2. des variations d'humidité beaucoup moins fortes que dans les autres milieux.

Parmi les différentes mesures effectuées, l'humidité la plus forte a été de 22 % le 28 février, et une semaine plus tard nous notons un minimum de 14,8 %, soit und écart de 7,2 %.

Le graphique de la figure 4 nous montre les variations d'humidité durant l'année 1960.

MILIEU 2

Il est constitué par de la terre prélevée au pied des bordures de briques, côté allées. Les prélèvements n'ont pas été faits à l'intérieur des platebandes car celles-ci étant bêchées, on ne retrouve plus la structure et la stratification initiales.

Les prélèvements ont été faits en surface dans les 5 premiers centimètres. La terre est beaucoup plus minérale que dans le milieu I: c'est une terre argilo-calcaire ne s'agglomérant pas sous l'action de l'eau et facilement perméable à l'air.

Elle contient:
15 à 20 % de carbonate de chaux
20 à 25 % d'argile
10 % environ d'humus.

Microclimatiquement c'est un milieu nu, non protégé par une végétation herbacée ou arborescente, ni par une litière permanente car les feuilles des arbres sont régulièrement balayées par le personnel d'entretien du Jardin Botanique.

Il en résulte des variations thermiques beaucoup plus fortes que dans le milieu I.

La forte humidité du sol en profondeur permet cependant le maintien d'une certaine humidité dans ce milieu en période sèche, d'autant qu'il profite aussi de l'arrosage des platebandes. Par temps de pluie l'augmentation sera considérable. Le pourcentage d'humidité a été de 24,9 % en Octobre. En mars nous trouvons seulement 16,24 %, soit un écart de 8,66 %.

MILIEU 3

Ce milieu est formé de mousses rases sur les bordures de briques; ces mousses ont 0,5 à 1 cm d'épaisseur. Ce milieu est directement soumis aux rayons solaires mais il est en contact avec le milieu 2 et il peut être recolonisé à partir de ce dernier. Il peut profiter en été de l'arrosage des platebandes bien que l'eau n'y reste pas.

En comparant les différents graphiques d'humidité, nous voyons que les mousses ont un plus grand pourcentage d'humidité. Nous trouvons dans ce milieu 34,3 % d'humidité en octobre et 19 % en mars, soit 15,3 % d'écart.

MILIEU 4

Il est constitué de mousses rases sur le sol au centre des allées. C'est une couche superficielle présentant de fortes variations d'humidité et de température. Ce milieu est gorgé d'eau par temps de pluie et très sec en été car il n'est pas arrosé artificiellement.

D'autre part on n'y trouve aucune protection: ni plantes herbacées ni litière. Il s'agit d'un substratum peu perméable formant souvant une croûte dure en été: le sol des allées est tassé par les passages fréquents et n'est pas bêché.

Ces constatations sont très évidentes sur le graphique où nous avons un minimum très net: 6,78 % d'humidité en mars contre 31 % en octobre. Ici l'écart est beaucoup plus important, soit 24,22 %.

MILIEU 5

Ce milieu est encore constitué par des mousses mais celles-ci sont prélevées contre la murette circulaire entourant le bassin n° 2.

C'est un milieu inondé quand le bassin est à son niveau le plus haut en hiver, desséché quand le niveau de l'eau est le plus bas en été.

On note cependant une certaine protection contre les rayons solaires, résultant au printemps de l'ombre produite par la végétation aérienne qui se développe dans le bassin: *Thalia* spec., *Cyperus* spec., *Nelumbium* spec.

C'est un milieu très variable où le maximum d'humidité peut atteindre 61,6% et arriver en période sèche à 9%, soit un écart considérable: 52,6%.

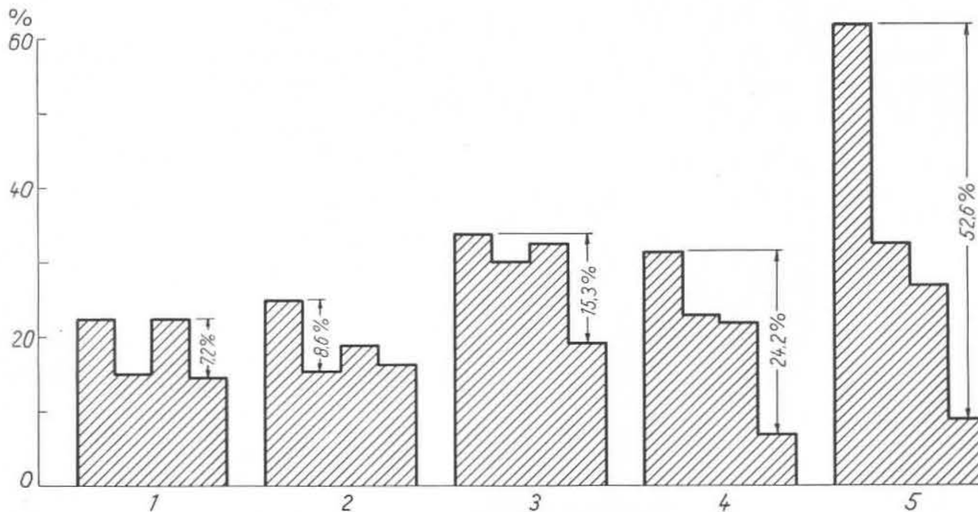


Fig. 4. Teneur en eau des milieux 1 à 5 à diverses dates (moyenne des mesures). On a indiqué l'écart moyen pour chaque milieu.
1e colonne: le 20 octobre 1960 (précipitations du 1 au 19:107,5 mm)
2e colonne: le 2 juin 1960 (précipitations du mois de mai: 27 mm)
3e colonne: le 28 février 1961 (aprés 20 jours de sècheresse totale)
4e colonne: le 6 mars 1961 (aprés 25 jours de sècheresse totale).

3.23 Classification des habitats

1.— On peut écologiquement distinguer:

les habitats édaphiques:		milieu 1
		,, 2
les annexes édaphiques:	mousses	milieu 3
		,, 4
		,, 5

2.— On peut aussi les diviser en:

habitats protégés:	milieu 1
habitats non protégés:	milieu 2
	,, 3
	,, 4
	,, 5

3.— On peut encore classer les habitats suivant leur caractère plus ou moins tempéré ou leur tendance à devenir des milieux extrêmes à très fortes variations hygro-thermiques. On peut établir le schéma suivant, l'augmentation graduelle du caractère extrême allant de la gauche vers la droite. Ce gradient est particulièrement mis en évidence par les écarts constatés dans la teneur en eau des milieux entre la période la plus humide et la période la plus sèche (voir fig. 4).

	Habitat tempéré ———→				Milieu extrême
	Humus de lierre	Terre	Mousses sur briques	Mousses sur allées	Mousses sur bassin
	1	2	3	4	5
Ecart d'humidité (%)	7,2	8,66	15,3	24,2	52,6
Température en été	± ———————————————→				+
Température en hiver	± ———————————————→				—
Humidité relative en été	± ———————————————→				—
Humidité relative en hiver	± ———————————————→				+

4 Les espèces du Jardin Botanique, leurs caractéristiques écologiques

Nous étudierons tout d'abord les diverses espèces récoltées dans une optique purement faunistique. Puis nous donnerons les principaux traits biogéographiques et autécologiques des formes qui peuplent les cinq milieux que nous avons suivis pendant un cycle annuel.

4.1 Liste des espèces récoltées au Jardin Botanique

Nous donnons ici la liste des 54 espèces récoltées; à l'intérieur des familles, les genres sont classés par ordre alphabétique. Les 13 espèces marquées d'un astérisque (*) peuplaient des milieux dont nous n'avons pas fait l'analyse biocénotique. Nous n'en tiendrons donc pas compte par la suite.

Des précisions d'ordre systématique sont données pour certaines espèces dans un travail ultérieur (Cassagnau 1962).

Les espèces marquées d'une croix (+) n'avaient pas été citées dans la liste générale des Collemboles du Sud-Ouest de la France donnée dans un récent travail (Cassagnau 1961).

HYPOGASTRURIDAE

* 1 — *Ceratophysella bengtssoni* (Agren 1904)
2 — *Ceratophysella denticulata* (Bagnall 1941)
3 — *Hypogastrura boldorii* Denis 1931
4 — *H. crassaegranulata* (Stach 1949)
5 — *H. purpurescens* (Lubbock 1868)
6 — *H. vernalis* (Carl 1901)
* 7 — *Schoettella ununguiculata* (Tullberg 1869)
\+ 8 — *Xenylla brevisimilis* Stach 1949
* 9 — *X. welchi* Folsom 1916

BRACHYSTOMELLIDAE

* 10 — *Friesea claviseta* Axelson 1900

NEANURIDAE

* 11 — *Anurida granaria* (Nicolet 1847)
12 — *Micranurida meridionalis* Cassagnau 1952
* 13 — *Neanura giselae* Gisin 1950
* 14 — *N. grassei* (Denis 1923)
15 — *N. muscorum* (Templeton 1835)
16— *N. phlegraea* Caroli 1910
17 — *Pseudachorutes parvulus* Börner 1901

ONYCHIURIDAE

18 — *Onychiurus armatus* (Tullberg 1869) forma *fimatus* Gisin 1952
19 — *O. tuberculatus* (Moniez 1891)
* 20 — *O. fimetarius* Denis 1938 (s. str.)
21 — *Tullbergia callipygos* (Börner 1902)
22 — *T. krausbaueri* Börner 1901

ISOTOMIDAE

23 — *Anurophorus laricis* Nicolet 1842
24 — *Boernerella simplex* (Denis 1929)
* 25 — *Folsomia fimetaria* Tullberg 1872
\+ 26 — *Folsomia similis* Bagnall 1939
27 — *Folsomides americanus* Denis 1931
* 28 — *Folsomides marchicus* (Frenzel 1941)
29 — *Isotoma notabilis* Schaeffer 1896
30 — *I. olivacea* Tullberg 1871
31 — *Isotomiella minor* (Schaeffer 1896)
32 — *Isotomina thermophila* Axelson 1900
33 — *Isotomurus palustris* (Müller 1776)
34 — *Proctostephanus stuckeni* Börner 1902
* 35 — *Proisotoma minuta* (Tullberg 1871)
36 — *Vertagopus arborea* (Linné 1758)

ENTOMOBRYIDAE

* 37 — *Heteromurus major* (Moniez 1889)
\+ 38 — *H. nitidus* (Templeton 1835)
\+ 39 — *Entomobrya nivalis* Linné 1758
\+ 40 — *Entomobrya marginata* (Tullberg 1871)
41 — *Lepidocyrtinus domesticus* (Nicolet 1841)
42 — *Lepidocyrtus curvicollis* Bourlet 1839
43 — *L. cyaneus* Tullberg 1871
44 — *L. lanuginosus* (Gmelin 1788)
45 — *Orchesella cincta* (Linné 1758)
46 — *O. villosa* (Geoffroy 1764)

TOMOCERIDAE

\+ 47— *Tomocerus botanicus* n. sp. [in Cassagnau 1962]

ONCOPODURIDAE

48 — *Oncopodura crassicornis* Shoebotham 1911

NEELIDAE

49 — *Megalothorax minimus* Willem 1900
50 — *Neelus murinus* Folsom 1896

SMINTHURIDAE

\+ 51 — *Arrhopalites coecus* (Tullberg 1871)
* 52 — *Sminthurides aquaticus* (Bourlet 1842)
\+ 53 — *Sminthurinus elegans* (Fitch 1863)
54 — *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer 1898)

4.2 Biogéographie

A côté des formes cosmopolites ou largement européennes qu'on ne doit pas s'étonner de rencontrer ici en abondance au cœur d'installations humaines (*Onychiurus armatus, O. fimetarius, Ceratophysella denticulata, Hypogastrura purpurescens, H. vernalis, Isotoma notabilis, I. olivacea, Isotomina thermophila, Isotomurus palustris, Sphaeridia pumilis*) un groupe d'espèces appartenant au contingent de l'Europe moyenne et méridionale, présentent déjà beaucoup plus d'intérêt.

Ce sont: *Onychiurus tuberculatus, Tullbergia callipygos, Hypogastrura crassaegranulata, Xenylla brevisimilis, Micranurida meridionalis, Neanura grassei, N. phlaegraea, Heteromurus major.*

Un troisième élément nous retiendra plus longtemps, celui des espèces inféodées aux Parcs et Jardins de l'Europe moyenne. Leur origine est souvent très difficile à préciser, et leur répartition dans les jardins ou les serres ne peut nous renseigner sur leur aire naturelle de dispersion.

Bien qu'absentes des milieux naturels environnants, elles doivent être cependant considérées comme faisant intégralement partie de la faune locale. Certaines se sont si bien acclimatées qu'elles constituent parfois quantitativement des populations prodigieusement riches.

Leur acclimatation dans les Parcs et Jardins provient, d'une part d'un apport accidentel par introduction de terre ou humus d'origine parfois très lointaine (Amérique, Asie) et d'autre part d'un pouvoir intrinséque d'indigénation. Ce pouvoir très élevé permet à ces formes non seulement de survivre dans les milieux étrangers mais aussi de supplanter certaines espèces locales.

Citons ici:

Neanura giselae

Boernerella simplex, décrite dans des milieux naturels en Chine du Sud et retrouvée à Paris, Genève, Varsovie, Toulouse.

Folsomia similis

Tableau 2

Espèces	T	1	2	3	4	5
Ceratophysella denticulata	22	—	12	4	3	3
Hypogastrura boldorii	36	13	10	5	3	5
H. purpurescens	31	3	2	9	4	13
H. crassaegranulata	44	12	2	13	5	12
H. vernalis	31	2	6	3	13	7
Xenylla brevisimilis	20	—	—	1	3	16
Micranurida meridionalis	2	1	1	—	—	—
Neanura muscorum	3	2	1	—	—	—
N. phlegraea	4	4	—	—	—	—
Pseudachorutes parvulus	3	3	—	—	—	—
Onychiurus armatus	4	—	—	3	1	—
O. tuberculatus	45	18	13	11	2	1
Tullbergia callipygos	1	—	1	—	—	—
T. krausbaueri	21	6	4	8	3	—
Anurophorus laricis	1	—	—	1	—	—
Boernerella simplex	28	—	8	14	6	—
Folsomia similis	43	9	8	17	9	—
Folsomides americanus	20	—	13	6	1	—
Isotoma notabilis	42	16	13	11	2	—
I. olivacea	7	4	1	1	—	1
Isotomiella minor	22	10	12	—	—	—
Isotomina thermophila	32	—	2	10	12	8
Isotomurus palustris	65	—	19	16	16	14
Proctostephanus stuckeni	42	6	12	18	4	2
Vertagopus arborea	37	2	6	6	9	14
Heteromurus nitidus	7	4	3	—	—	—
Entomobrya nivalis	13	2	—	2	2	7
E. marginata	10	—	—	3	—	7
Lepidocyrtinus domesticus	1	—	—	1	—	—
Lepidocyrtus curvicollis	9	8	1	—	—	—
L. cyaneus	1	1	—	—	—	—
L. lanuginosus	20	15	2	2	1	—
Orchesella cincta	1	1	—	—	—	—
O. villosa	11	4	4	3	—	—
Tomocerus botanicus	20	11	7	1	—	—
Oncopodura crassicornis	5	3	2	—	—	—
Megalothorax minimus	2	—	1	1	—	—
Neelus murinus	7	6	1	—	—	—
Arrhopalites coecus	3	—	3	—	—	—
Sminthurinus elegans	40	6	14	8	4	8
Sphaeridia pumilis	1	1	—	—	—	—

Proctostephanus stuckeni: vit dans la nature en Crête et dans la Péninsule Ibérique. Plus au Nord, elle reste inféodée aux jardins. -

Signalons enfin que *Tomocerus botanicus*, trouvé en abondance dans certains milieux, est une espèce nouvelle pour la science (Cassagnau 1962).

4.3 Fréquence

Les espèces ne se présentent pas à nous de façon homogène. Suivant leur pouvoir de reproduction et d'adaptation cénotique à tel ou tel milieu, la fréquence et l'abondance des individus dans les colonies varient de façon considérable.

Le tableau 2 résume la fréquence des 41 espèces récoltées. La colonne T indique la fréquence totale dans le Jardin Botanique, c'est-à-dire le nombre des prélèvements dans lesquels on a trouvé l'espèce. Ce nombre correspond d'ailleurs au cœfficient de fréquence tel qu'il est défini dans Cassagnau 1961, puisque le nombre total de prélèvements faits est de 100.

Tableau 3

Espèces	≧ III	1	2	3	4	5
Ceratophysella denticulata	3	0	0	1	2	0
Hypogastrura boldorii	18	11	4	2	0	1
H. purpurescens	18	0	0	7	0	11
H. crassaegranulata	17	3	0	7	0	7
H. vernalis	11	0	0	1	8	2
Xenylla brevisimilis	9	0	0	0	0	9
Micranurida meridionalis	0	0	0	0	0	0
Neanura muscorum	0	0	0	0	0	0
N. phlegraea	0	0	0	0	0	0
Pseudachorutes parvulus	0	0	0	0	0	0
Onychiurus armatus	1	0	0	1	0	0
O. tuberculatus	18	14	2	2	0	0
Tullbergia callipygos	0	0	0	0	0	0
T. krausbaueri	3	1	0	2	0	0
Anurophorus laricis	0	0	0	0	0	0
Boernerella simplex	14	0	6	8	0	0
Folsomia similis	16	0	6	8	2	0
Folsomides americanus	14	0	11	3	0	0
Isotoma notabilis	19	13	1	5	0	0
I. olivacea	0	0	0	0	0	0
Isotomiella minor	8	5	3	0	0	0
Isotomina thermophila	13	0	0	3	8	2
Isotomurus palustris	55	0	14	15	13	13
Proctostephanus stuckeni	13	0	2	11	0	0
Vertagopus arborea	21	0	0	5	3	13
Heteromurus nitidus	0	0	0	0	0	0
Entomobrya nivalis	1	0	0	1	0	0
E. marginata	2	0	0	0	0	2
Lepidocyrtinus domesticus	0	0	0	0	0	0
Lepidocyrtus curvicollis	5	5	0	0	0	0
L. cyaneus	0	0	0	0	0	0
L. lanuginosus	10	8	1	1	0	0
Orchesella cincta	0	0	0	0	0	0
O. villosa	0	0	0	0	0	0
Tomocerus botanicus	5	4	1	0	0	0
Oncopodura crassicornis	0	0	0	0	0	0
Megalothorax minimus	0	0	0	0	0	0
Neelus murinus	3	3	0	0	0	0
Arrhopalites coecus	0	0	0	0	0	0
Sminthurinus elegans	9	0	2	1	0	6
Sphaeridia pumilis	0	0	0	0	0	0

Les colonnes 1 à 5 indiquent le nombre de prélèvements où a été trouvée l'espèce dans les milieux 1 à 5. On peut obtenir le cœfficient de fréquence dans chaque milieu en multipliant par 5 les chiffres correspondants (on a fait 20 prélèvements dans chaque milieu).

La seule lecture de ce tableau nous donne déjà une idée du rôle que jouent les espèces dans la structure biocénotique des populations.

4.4 Abondance

Le tableau 3 nous servira à mettre en évidence, dans chaque milieu, l'importance qualitative et quantitative des espèces, et la possibilité qu'ont ces dernières de constituer des colonies numériquement valables en vue d'une étude statistique de la biocénose.

La première colonne ($\geqq$ III) indique le nombre de prélèvements où l'espèce a été trouvée dans une classe d'abondance supérieure ou égale à la classe III. Les colonnes marquées 1 à 5 indiquent la même chose dans les 5 milieux étudiés.

On voit que des espèces qui semblaient fréquentes dans certains milieux (*Isotoma notabilis* dans le milieu 2 par exemple) n'ont quantitativement, dans ces milieux-là, qu'un rôle négligeable (nous trouvons 1 seul prélèvement supérieur à la classe III pour *Isotoma notabilis* dans le milieu 2).

D'autres, par contre, sont expansives: fréquentes et abondantes à la fois, dans le milieu qui correspond à leur optimum cénotique: *Onychiurus tuberculatus* dans le milieu 1, par exemple.

5 Structure et analyse de la Biocénose

A l'aide des données précédentes, nous allons essayer de dégager la structure des populations de Collemboles, et cela de façon strictement statistique, afin d'éliminer le plus possible les facteurs subjectifs qui peuvent apparaitre au cours de l'analyse des milieux et des peuplements.

5.1 Structure et définition des synusies

En partant du tableau 3, on voit que 19 espèces jouent quantitativement un rôle considérable. Nous les avons groupées dans la figure 5.

La figure 5 A résume ainsi les grands traits de la répartition écologique des principales espèces.

On voit au premier coup d'œil que les cinq milieux ont des peuplements qui diffèrent foncièrement. Chacun d'eux est caractérisé par un agencement des espèces qui lui est propre et que nous détaillerons plus bas. Il est d'ailleurs aussi bien caractérisé par la présence de formes exclusives (*Xenylla brevisimilis* par exemple dans le milieu 5) que par l'absence de formes expansives dans les milieux voisins (*Isotomurus palustris* dans le milieu I).

Ces cinq aspects du peuplement collembologique qui correspondent aux cinq aspects morphologiques et physico-chimiques des milieux, nous amènent à distinguer au sein de la Biocénose collembologique sensu lato 5 biocénoses élémentaires ou synusies.

Il est bien évident que ces 5 synusies vont avoir des points communs, parfois même des contacts étroits, le milieu édaphique constituant un tout plus ou moins continu sans séparations trés nettes entre les divers faciés.

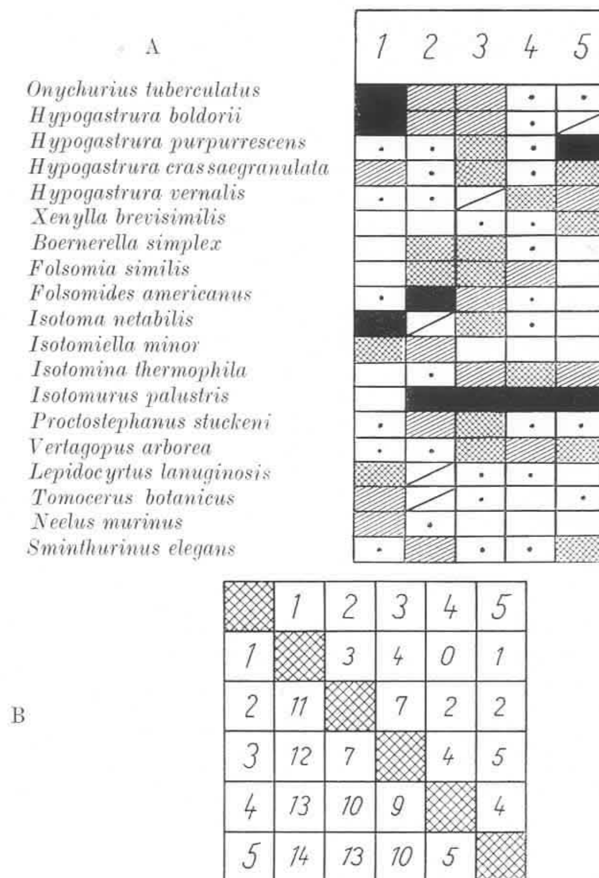
Les synusies vont donc avoir des espèces communes qui seront d'autant plus nombreuses qu'elles peupleront des milieux proches dans l'espace ou présentant des ressemblances écologiques manifestes malgré un éloignement parfois considérable.

Nous avons indiqué dans la figure 5 B, pour chaque couple de synusies, le nombre d'espèces communes (en haut, à droite) et le nombre d'espèces substitutives (en bas, à gauche), en nous basant bien entendu sur les plus représentatives (celles qui sont présentes dans plus de 5% des prélèvements dans une classe supérieure ou égale à la classe III).

On se rend compte à la seule lecture de ce tableau des différences qualitatives fondamentales entre les synusies 1 et 5 par exemple (1 espèce commune pour 14 substitutives) ou 1 et 4 (pas de communes, 13 substitutives), alors que les synusies 2 et 3, elles, ont le même nombre d'espèces communes ou substitutives (7).

Ces différences qualitatives apparaitront encore mieux lors de l'analyse détaillée des cinq groupements.

Dans quelle mesure ces 5 "peuplements" sont-ils des biocénoses élémentaires, des synusies ?



	1	2	3	4	5
1		3	4	0	1
2	11		7	2	2
3	12	7		4	5
4	13	10	9		4
5	14	13	10	5	

Fig. 5. Structure de la Biocénose.

A: répartition des 19 espèces les plus abondantes.

Leur fréquence et leur abondance dans les divers milieux seront schématisées par les symboles suivants: (figure 5 A)

plage noire:	l'espèce est présente dans une classe d'abondance supérieure ou égale à la classe III dans plus de 50% des prélèvements.
hachures croisées:	dans — de 50% et dans + de 25%
hachures simples:	dans — de 25% et dans + de 5%
diagonale:	dans 5%
point:	l'espèce peut être présente dans le milieu, mais seulement dans les classes I et II.
plage blanche:	l'espèce est toujours absente.

B: nombre d'espèces communes et substitutives pour chaque couple de synusies.

Si nous examinons rapidement les diverses définitions de ces termes (Rioux 1958), il apparait qu'une biocénose animale (ou zoocénose) est une communauté animale naturelle, en équilibre, multispécifique, occupant un habitat défini, homogène, et qui reste en équilibre au moins pendant toute la durée d'un cycle annuel, même s'il apparait momentanément des fluctuations qualitatives ou quantitatives de ses composants.

Elle s'oppose ainsi aux Sociétés qui sont pauci-spécifiques et socialement différenciées, ainsi qu'aux foules qui sont temporaires et fortuites, et dépendent d'un centre attractif puissant.

Le seul fait que nous ayons pu suivre ces peuplements et les retrouver, d'année en année, semblables à eux-mêmes à chaque saison prouve leur stabilité et leur équilibre. D'ailleurs les prélèvements de sondage faits par l'un de nous (P. C) en 1955 et 1956 avaient déjà révélé une structure tout à fait comparable à celle que nous étudions ici. C'est dire que ces populations ne peuvent être ramenées à des rassemblements fortuits plus ou moins temporaires du type "foules".

5.2 Choix des espèces caractéristiques

Nous choisirons, pour caractériser chaque synusie, des espèces différentielles ou substitutives de milieu à milieu, de façon absolue ou relative, c'est-à-dire strictement inféodées à tel ou tel milieu ou pouvant cohabiter accidentellement deux à deux, l'une étant abondante duand l'autre ne l'est pas et vice versa.

Ce sont:

synusie 1: *Onychiurus tuberculatus*
Lepidocyrtus lanuginosus
Tomocerus botanicus
synusie 2: *Folsomides americanus*
synusie 3: *Proctostephanus stuckeni*
synusie 4: *Hypogastrura vernalis*
Isotomina thermophila
synusie 5: *Xenylla brevisimilis*

On voit que ce ne sont pas forcément les plus abondantes ou les plus fréquentes.

Le caractère substitutif des couples suivants apparait avec évidence sur la figure 5:

Onychiurus tuberculatus et *Hypogastrura vernalis*
Onychiurus tuberculatus et *Xenylla brevisimilis*
Lepidocyrtus lanuginosus et les espèces caractéristiques des synusies 2 à 5
Tomocerus botanicus et les espèces caractéristiques des synusies 2 à 5
Folsomides americanus et *Hypogastrura vernalis*
Folsomides americanus et *Xenylla brevisimilis*
Proctostephanus stuckeni et *Hypogastrura vernalis*
Proctostephanus stuckeni et *Xenylla brevisimilis*

5.3 Analyse des synusies

SYNUSIE 1 (figure 6).

Les espèces caractéristiques sont:

Onychiurus tuberculatus
Lepidocyrtus lanuginosus
Tomocerus botanicus

Les espèces constantes, c'est-à-dire présentes dans plus de 50% des prélèvements, sont:

Onychiurus tuberculatus
Hypogastrura boldorii
Hypogastrura crassaegranulata

Isotoma notabilis
Isotomiella minor
Lepidocyrtus lanuginosus
Tomocerus botanicus

Les espèces accessoires, c'est-à-dire présentes dans plus de 25% des prélèvements et dans moins de 50%, sont:

Tullbergia krausbaueri
Folsomia similis
Proctostephanus stuckeni
Lepidocyrtus curvicollis
Neelus murinus
Sminthurinus elegans

Les espèces accidentelles, c'est-à-dire présentes dans moins de 25% des prélèvements, sont au nombre de 15.



Fig. 6. Relevés typiques de la synusie 1. (A: adultes; jN: jeunes normaux; jE: jeunes écomorphiques).

Notons ici l'absence d'*Isotomurus palustris*, forme très abondante ailleurs et plus ou moins vagabonde, et la présence de formes hémiédaphiques mésophiles comme:

Hypogastrura boldorii
Isotoma notabilis
Lepidocyrtus lanuginosus

ou euédaphiques comme:

Isotomiella minor
Neelus murinus

qui peuplent souvent en campagne les litières de forêts.

Le buisson de lierre et de fusain se comporte ici pour la microfaune comme une formation forestière et détermine un microclimat de type "paysage couvert".

La présence de ces espèces forestières est une conséquence évidente du caractère tempéré du milieu 1 tel que nous l'avons défini au premier chapitre.

SYNUSIE 2 (figure 7) à *Folsomides americanus*.

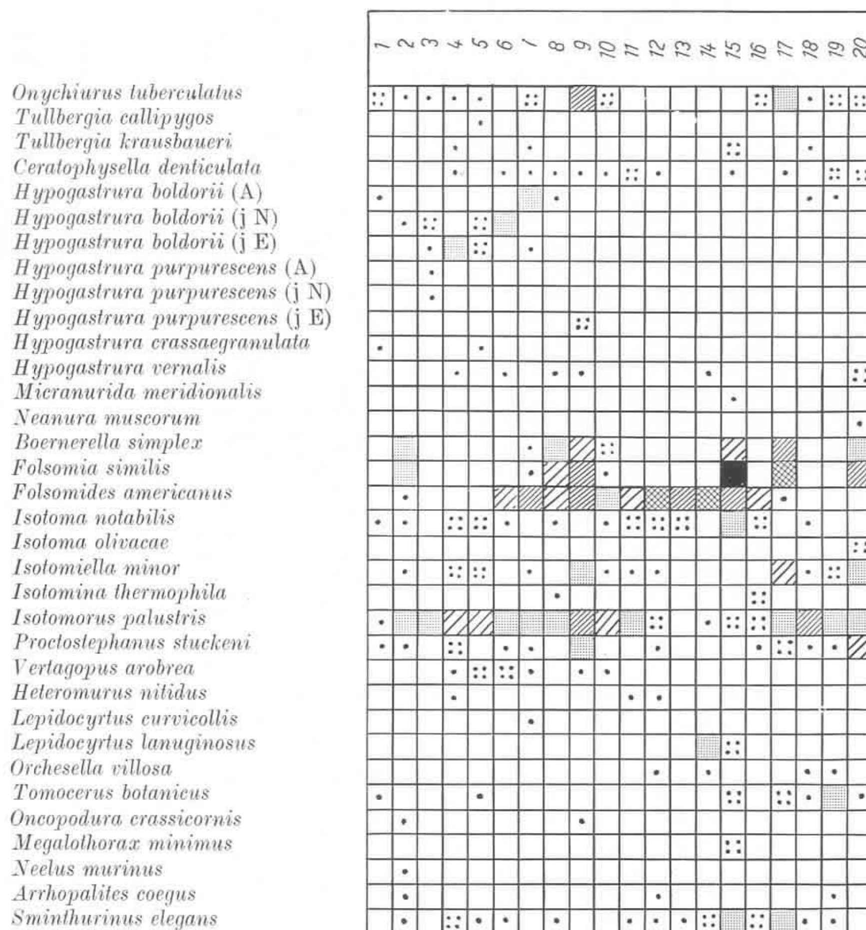


Fig. 7. Relevés typiques de la synusie 2.

Les espèces constantes sont:
Onychiurus tuberculatus
Ceratophysella denticulata
Hypogastrura boldorii
Folsomides americanus
Isotoma notabilis
Isotomiella minor
Isotomurus palustris
Proctostephanus stuckeni
Sminthurinus elegans

Les espèces accessoires sont:
Hypogastrura vernalis
Boernerella simplex
Folsomia similis
Vertagopus arborea
Tomocerus botanicus

Les espèces accidentelles sont au nombre de 16.

Peuplant un milieu purement édaphique, cette synusie a évidemment des liens cénotiques étroits avec la précédente, comme le prouve la présence de: *Onychiurus tuberculatus*, *Hypogastrura boldorii*, *Isotomiella minor*.

Mais sa position dans l'espace la met en contact étroit avec la synusie 3 et nous voyons ici déjà apparaître des espèces communes aux synusies 2 et 3 comme: *Boernerella simplex*, *Folsomia similis*, ainsi que quelques individus de *Proctostephanus stuckeni*.

L'abondance de *Folsomides americanus*, espèce euédaphique typique, donne cependant son originalité à cette synusie, terme de passage entre les peuplements 1 et 3.

SYNUSIE 3 (figure 8) à *Proctostephanus stuckeni*.

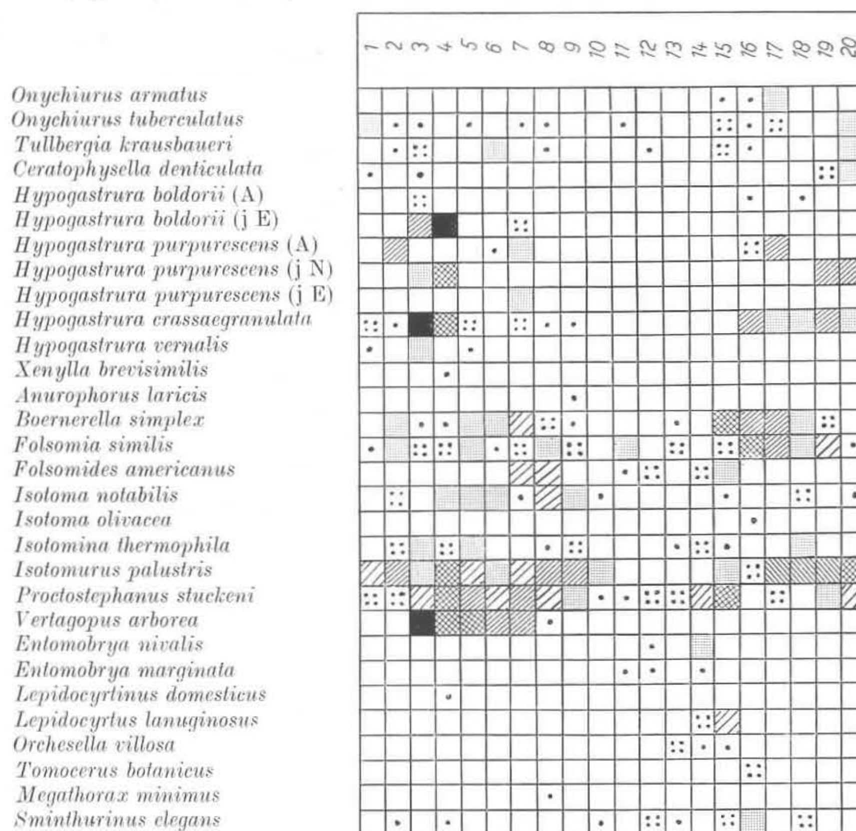


Fig. 8. Relevés typiques de la synusie 3.

Les espèces constantes sont:
Onychiurus tuberculatus
Hypogastrura purpurescens
Hypogastrura crassaegranulata
Boernerella simplex
Folsomia similis
Isotoma notabilis
Isotomina thermophila
Isotomurus palustris
Proctostephanus stuckeni

Les espèces accessoires sont:
Tullbergia krausbaueri
Hypogastrura boldorii
Folsomides americanus
Vertagopus arborea
Sminthurinus elegans

Les espèces accidentelles sont au nombre de 13.

Malgré ses affinités certaines avec les peuplements édaphiques précédents (présence de *Isotoma notabilis* et *Hypogastrura boldorii*, par exemple), cette synusie voit augmenter le contingent des formes résistantes annonçant déjà le passage à des peuplements de type extrême, ainsi que le souligne l'abondance de formes telles que *Isotomina thermophila*, *Vertagopus arborea*.

L'espèce caractéristique, *Proctostephanus stuckeni* sans être nettement xérophile, exige cependant un habitat aéré et bien drainé. La présence de *Hypogastrura purpurescens*, *Hypogastrura crassaegranulata*, implique cependant une humidité assez forte en saison froide.

SYNUSIE 4 (figure 9) à *Hypogastrura vernalis* et *Isotomina thermophila*

Les espèces constantes sont:
Hypogastrura vernalis
Isotomina thermophila
Isotomurus palustris

Les espèces accessoires sont:
Hypogastrura boldorii
Hypogastrura purpurescens
Hypogastrura crassaegranulata
Boernerella simplex
Folsomia similis
Vertagopus arborea

Onychiurus armatus
Onychiurus tuberculatus
Tullbergia krausbaueri
Ceratophysella denticulata
Hypogastrura boldorii (A)
Hypogastrura purpurescens (A)
Hypogastrura crassaegranulata
Hypogastrura vernalis
Xenylla brevisimilis
Boernerella simplex
Folsomia similis
Folsomides americanus
Isotoma notabilis
Isotomina thermophila
Isotomurus palustris
Proctostephanus stuckeni
Vertagopus arborea
Entomobrya nivalis
Lepidocyrtus lanuginosus
Sminthurinus elegans

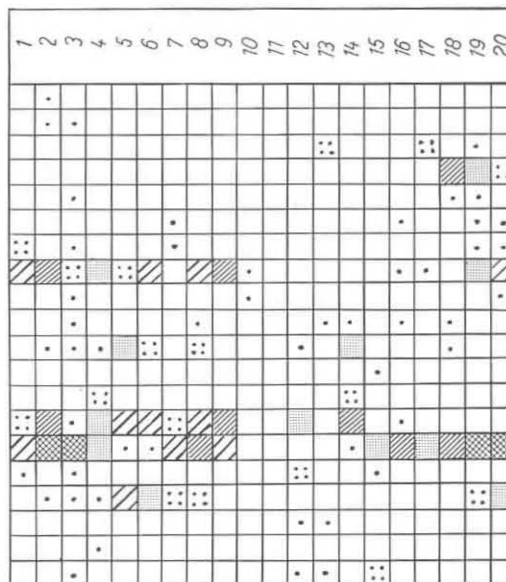


Fig. 9. Relevés typiques de la synusie 4.

Les espèces accidentelles sont au nombre de 11.

Le nombre des espèces qui jouent un rôle quantitatif décroît sensiblement: on ne trouve plus que 3 constantes. Les prélèvements de la saison chaude et sèche sont particulièrement pauvres, comme on peut le voir d'après les colonnes 10, 11, 12, 13 de la figure 9.

Notons que l'espèce caractéristique, *Hypogastrura vernalis*, vit en montagne dans les milieux bien drainés de l'étage alpin (Cassagnau 1961).

SYNUSIE 5 (figure 10) à *Xenylla brevisimilis*.

Les espèces constantes sont:
- *Hypogastrura purpurescens*
- *Hypogastrura crassaegranulata*
- *Xenylla brevisimilis*
- *Isotomurus palustris*
- *Vertagopus arborea*

Les espèces accessoires sont:
- *Hypogastrura boldorii*
- *Hypogastrura vernalis*
- *Isotomina thermophila*
- *Entomobrya nivalis*
- *Entomobrya marginata*
- *Sminthurinus elegans*

Les espèces accidentelles sont au nombre de 5.

Nous arrivons ici au peuplement le plus indépendant du milieu édaphique. Il est soumis à des écarts hygro-thermiques considérables suivant les saisons.

Il ne faudra donc pas s'étonner de trouver côte à côte en abondance des espèces résistantes comme *Xenylla brevisimilis*, *Vertagopus arborea*, et des espèces nettement hygrophiles: *Isotomurus palustris*, *Hypogastrura purpurescens*, *H. crassaegranulata*, ces dernières disparaissant dès l'apparition de la saison chaude et sèche.

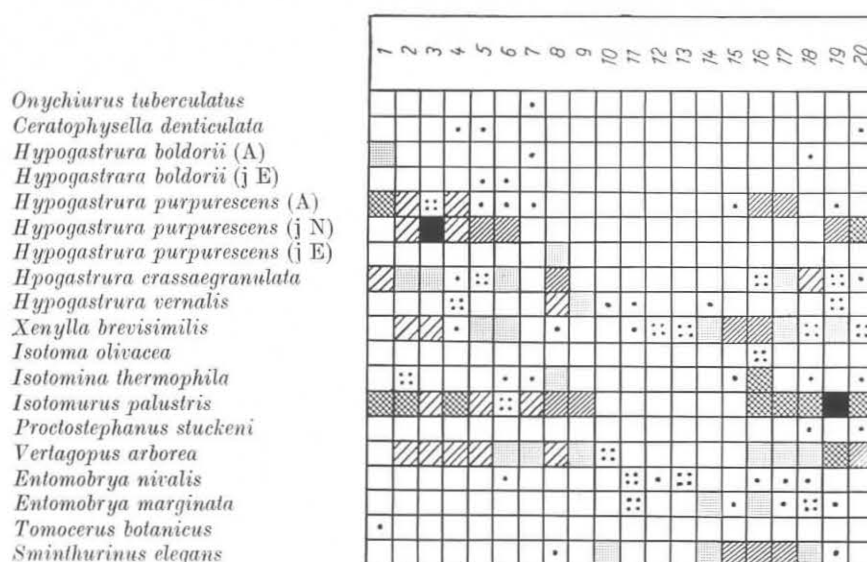


Fig. 10. Relevés typiques de la synusie 5.

5.4 Classification écologique des espèces et des synusies

Au schéma des milieux donné plus haut, basé sur l'existence d'un gradient "caractère tempéré → caractère extrême", on peut superposer un schéma des synusies telles qu'elles sont groupées dans la figure 5.

De même, dans une certaine mesure, on peut assigner aux principales espèces une place précise dans une série écologique basée sur l'aptitude à peupler un milieu plutôt qu'un autre.

Le schéma suivant illustrera une telle notion.

Milieu Tempéré					→ Milieu Extrême
Lepidocyrtus lanuginosus	*Onychiurus tuberculatus*	*Boernerella simplex*	*Isotomina thermophila*	*Hypogastrura vernalis*	*Xenylla brevisimilis*
Tomocerus botanicus	*Hypogastrura boldorii*	*Folsomia similis*	*Vertagopus arborea*		
Neelus murinus	*Isotoma notabilis*	*Folsomides americanus*			
	Isotomiella minor	*Proctostep. stuckeni*			

Cette continuité, ce gradient, nous permet de ne pas perdre de vue le caractère fluctuant et progressif des répartitions écologiques, les milieux biologiques étant beaucoup moins tranchés et cloisonnés que pourraient nous le laisser croire les coupures indispensables faites au stade de l'analyse.

6 Variations quantitatives et qualitatives de la Biocénose

Si nous confrontons d'une part les données écoclimatiques analysées dans le premier chapitre et d'autre part les relevés effectués tout au long de l'année dans chaque milieu, nous pourrons établir un parallélisme étroit entre les variations hygro-thermiques sous la dépendance directe des variations du climat local et les fluctuations quantitatives et qualitatives observées au niveau des cinq peuplements définis plus haut.

Dans certains cas, l'analyse détaillée des précipitations ou de la température ambiante peut nous conduire à déterminer quel est le facteur principal qui joue dans la disparition ou l'apparition de telle ou telle espèce.

6.1 Évolution de la biocénose au cours de l'année

Nous avons résumé dans la figure 11 les types de répartition des principales espèces dans les 5 synusies étudiées pendant deux périodes distinctes du cycle envisagé.

Nous avons considéré une première période au cours de laquelle la température moyenne a été inférieure à 14° et où la moyenne des minima n'est pas montée au-dessus de 10° ; c'est ce que nous appelons la période „froide“ (tout étant relatif, bien entendu). Sur la figure 1, nous voyons que cette période englobe les mois de janvier, février, mars, avril, octobre, novembre, décembre, et correspond aux prélèvements 1 à 9 et 16 à 20.

Une deuxième période est caractérisée par une température moyenne supérieure à 14° et une limite inférieure de la moyenne des maxima située à 19°. Cette période "chaude" correspond aux mois de mai, juin, juillet, août, septembre (prélèvements 10 à 15).

Nous voyons d'autre part sur la figure 2 que la pluviosité est faible au moment où la température est la plus élevée (avril à juillet) et qu'au contraire les maxima de printemps et d'automne correspondent à la période froide. Il s'ensuivra que dans le sol la période dite "chaude" sera aussi plus sèche et qu'on pourra de même parler d'une période "froide et humide".

La partie gauche de la figure 11 (A) est relative à la fréquence des espèces dans chaque milieu pendant la période „froide et humide“, la partie droite (B) pendant la période "chaude et sèche".

On a indiqué pour chaque espèce le pourcentage des prélèvements dans lesquels elle se trouve, compte non tenu de ceux où elle n'est représentée que par un individu isolé.

Une première constatation s'impose: les peuplements de la période froide et humide sont nettement les plus abondants tant au point de vue du nombre des espèces que de la fréquence de chacune d'elles.

Un examen plus approfondi nous permet de classer les principales espèces des 5 synusies en un certain nombre de catégories écologiques que nous décrirons ci-dessous:

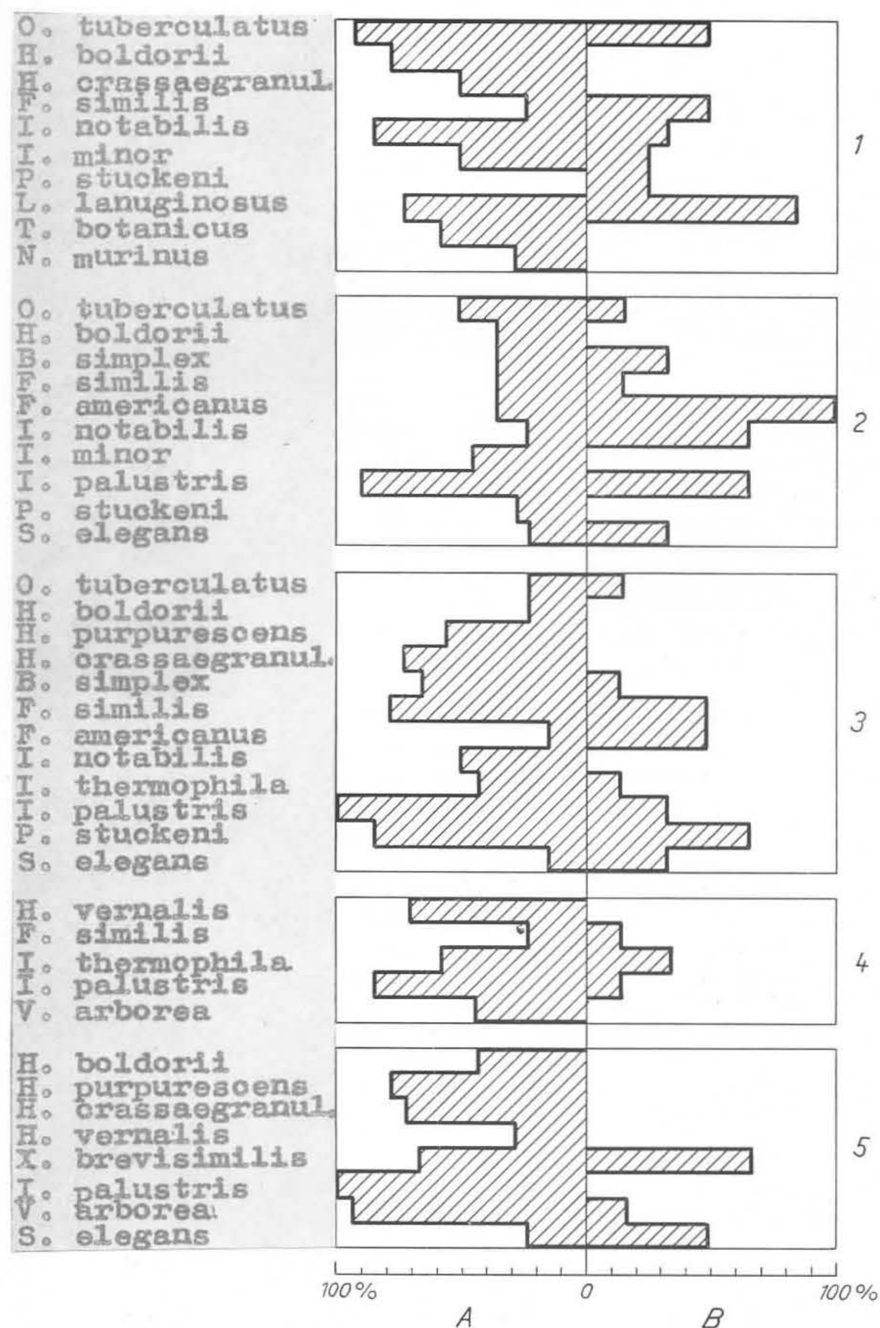


Fig. 11. Fluctuations saisonnières de la Biocénose: variations qualitatives et quantitatives des principales espèces des 5 synusies (explications dans le texte).

6.11 Espèces ayant un comportement analogue dans des synusies différentes ou ne faisant partie que d'une seule synusie

A. Espèces strictement limitées à la période humide et froide:
Nous trouvons ici:

Hypogastrura boldorii (synusies 1, 2, 3, 5)
H. purpurescens (synusies 3 et 5)
H. crassaegranulata (synusies 1, 3, 5)
H. vernalis (synusies 4 et 5)
Tomocerus botanicus et *Neelus murinus* (syn. 1)

Les trois premières espèces peuvent être considérées comme des sténothermes de type cryophile. Nous reviendrons sur la quatrième espèce plus bas. Rappelons que *Hypogastrura boldorii* et *H. purpurescens* présentent dans ces colonies du Jardin Botanique les phénomènes d'écomorphoses décrits par l'un de nous (P. C. 1961).

B. Espèces ayant une nette prédilection pour la période humide et froide.
Citons:

Isotomiella minor (synusies 1 et 2)
Vertagopus arborea (synusies 4 et 5)

C. Espèces ayant une nette prédilection pour la période chaude et sèche.
Ce sont:

Folsomides americanus (synusies 2 et 3)
Sminthurinus elegans (synusies 2, 3, 5)

D. Espèces plus ou moins indifférentes.

Lepidocyrtus lanuginosus (synusie 1)
Onychiurus tuberculatus (synusies 1, 2, 3)
Xenylla brevisimilis (synusie 5)

6.12 Espèces avant un comportement différent suivant les milieux

Nous groupons ici les espèces qui sont représentées de façon plus ou moins importante dans tel ou tel milieu suivant la période envisagée.

C'est ainsi qu'*Isotomurus palustris* absente du milieu 1, à peu près indifférente dans le milieu 2, tend à devenir une espèce strictement limitée aux peuplements d'hiver à mesure que l'on va vers des milieux de plus en plus soumis à la dessication. Sa fréquence en A et B dans les synusies 2, 3, 4, 5, est à cet égard très démonstrative.

Nous avons là l'exemple d'une espèce susceptible de migrer d'un milieu à l'autre suivant la teneur en eau du sol; expansive en hiver dans les mousses, elle restreint considérablement son aire en été pour se limiter à des biotopes refuges (milieux plus nettement édaphiques).

Isotoma notabilis, de même, semble marquer une nette prédilection pour le milieu 1 en période froide (milieu plus protégé) mais devient expansive dans le milieu 2 dès que la température se réchauffe.

Proctostephanus stuckeni, franchement muscicole (milieu 3) en toute saison, parait s'étendre vers l'humus de lierre en période sèche, milieu où la disparition des 4 espèces d'hiver laisse une place vide manifeste. Par contre, il migre aussi en hiver dans le milieu 2, milieu où la concurrence est relativement faible à cette saison.

Une semblable tendance est visible de même chez *Folsomia similis*.

6.2 Variations quantitatives localisées

En comparant les tableaux 6 à 10 aux figures 1 et 2 ainsi qu'au tableau 1, nous avons pu constater quelques correspondances flagrantes entre les variations des facteurs climatiques et les fluctuations quantitatives des quelques espèces.

Synusie 1

L'apparition massive de *Neelus murinus* (prélèvements 17, 18, 19) coïncide avec la brusque augmentation de la pluviosité au mois d'octobre (110 mm dans la première quinzaine du mois).

La disparition brutale d'*Hypogastrura boldorii* et *H. crassaegranulata* ainsi que leur réapparition correspondent exactement aux limites des deux périodes définies plus haut.

Synusies 2 et 3

La migration en profondeur de *Boernerella simplex* du milieu 3 (prélèvements 5, 6, 7) vers le milieu 2 (prélèvements 8 et 9) correspond très exactement à la diminution brutale des précipitations du 1er avril au 15 mai.

La disparition de *Vertagopus arborea* du milieu 3 à la même date a vraisemblablement la même origine.

Synusie 4

Le pullulement soudain d'*Isotomina thermophila* les 30 juin et 14 août (prélèvements 12 et 14) coïncide curieusement avec 2 périodes de pluies exceptionnelles à cette époque.

La réapparition d'*Isotomurus palustris* dans ce milieu coïncide elle aussi avec l'augmentation des précipitations dès le début du mois de septembre (prélèvement 15).

Synusie 5

La disparition de la plupart des espèces dès le mois d'avril et leur réapparition dans le prélèvement du 3 octobre se calquent très nettement sur les graphiques de pluviosité.

7 Résumé et Conclusions

L'étude des Collemboles du Jardin Botanique nous a permis de faire l'analyse systématique et écologique de 54 espèces différentes dont une nouvelle pour la Science (*Tomocerus botanicus*).

Dans une première partie, nous avons souligné les caractères physico-chimiques des 5 milieux homogènes, écologiquement bien définis, en insistant sur les facteurs qui font leur originalité en particulier la température et la teneur en eau aux différentes périodes de l'année.

Ces milieux ont été ensuite classés suivant le caractère de leur écoclimat qui tend soit vers un type tempéré (milieu 1), soit vers un type extrême (milieu 5).

La diversité écologique des espèces d'une part et la richesse numérique des populations d'autre part, nous ont permis d'aborder l'étude des peuplements sous un angle synécologique.

Nous avons montré qu'aux 5 milieux édaphiques analysés au premier chapitre correspondaient 5 biocénoses élémentaires ou synusies, possédant chacune leurs espèces caractéristiques propres et reliées entre elles par un certain nombre d'espèces communes plus eurytopes.

Ces groupements sont:

— la synusie 1 à *Onychiurus tuberculatus*, *Lepidocyrtus lanuginosus*, *Tomocerus botanicus*, qui peuple l'humus de lierre.

— la synusie 2 à *Folsomides americanus* qui peuple la terre.

— la synusie 3 à *Proctostephanus stuckeni* qui peuple les mousses sur les briques.

— la synusie 4 à *Hypogastrura vernalis* et *Isotomina thermophila* qui peuple les mousses sur le sol.

— la synusie 5 à *Xenylla brevisimilis* qui peuple les mousses sur les bassins.

Parallèlement, l'étude statistique de chaque espèce nous a permis de préciser sa fréquence dans les prélèvements du Jardin Botanique ainsi que l'abondance avec laquelle elle se présente dans les divers biotopes.

La combinaison de ces deux notions nous donne une idée exacte du pouvoir de reproduction et d'expansion des formes dans les conditions optimales de vie.

Dans une dernière partie, la juxtaposition des données écoclimatiques et des fluctuations saisonnières observées dans les faunules de Collemboles, tant au point de vue qualitatif que quantitatif a mis en évidence l'existence de deux types de peuplements:

— l'un, en saison froide et humide, est caractérisé par l'expansion de certaines espèces cryophiles (*Hypogastrura purpurescens*, *H. boldorii*, *H. crassaegranulata*) et est quantitativement de beaucoup la plus riche.

— l'autre, en saison chaude et sèche, voit disparaître les espèces précédentes et voit aussi s'amenuiser le contingent d'espèces nettement hygrophiles (*Isotomurus palustris*) au bénéfice d'espèces plus résistantes ou franchement xérophiles (*Xenylla brevisimilis*).

On assiste aussi en saison sèche au déplacement de certaines espèces vers les milieux plus protégés (milieu 1 par exemple).

En résumé on peut dire que, contrairement à ce que l'on observe dans les faunules épigées, la saison froide loin de correspondre à un appauvrissement de la faune du sol représente en fait pour bien des espèces la période d'expansion maximale surtout en raison de la forte humidité des divers milieux.

A cet égard, la notion "d'espèce d'hiver" telle qu'elle est utilisée dans de nombreux travaux — espèce survivant en hiver— doit être révisée tout au moins sous nos latitudes

Nous parlerons plutôt d'"espèces vivant de préférence en hiver". *Hypogastrura purpurescens, boldorii* ou *crassaegranulata* au Jardin Botanique de Toulouse en sont des exemples flagrants.

7 Zusammenfassung und Schlußsätze

Die Untersuchung der Collembolen des Botanischen Gartens hat uns gestattet 54 Arten (deren eine, *Tomocerus botanicus*, bis jetzt unbekannt war) hinsichtlich ihrer Systematik und Ökologie zu analysieren.

In dem ersten Teil unserer Arbeit haben wir die physiko-chemischen Charaktere von 5 homogenen, ökologisch deutlich bestimmten Habitats betont mit besonderer Hervorhebung der Züge, die die Eigentümlichkeit derselben ausmachen, besonders der Wärme und des Wassergehalts in den verschiedenen Jahreszeiten.

Diese Habitats wurden nachher gemäß dem Charakter ihres Ökoklimas klassifiziert, welcher von einem mäßigen bis zu einem extremen Typus reicht (Habitat 1 und Habitat 5).

Die ökologische Verschiedenheit der Arten einerseits, der numerische Reichtum der Gemeinschaften andererseits, haben uns gestattet, die Untersuchung der Gemeinschaften betreffs der Synökologie zu unternehmen.

Wir haben bewiesen, daß den 5 edaphischen im ersten Kapitel analysierten Habitats 5 Elementar biozönesen oder Synusien entsprechen, deren jede ihre charakteristischen Arten besitzt und die eine Anzahl gemeinsamer, eurytoper Arten verbindet.

Diese Gruppierungen sind:

— die Synusie 1 mit *Onychiurus tuberculatus, Lepidocyrtus lanuginosus, Tomocerus botanicus* im Humus des Efeus.

— die Synusie 2 mit *Folsomides americanus* in der Erde.

— die Synusie 3 mit *Proctostephanus stuckeni* in den Moosen auf den Backsteinen.

— die Synusie 4 mit *Hypogastrura vernalis* und *Isotomina thermophila* in den Moosen des Bodens.

— die Synusie 5 mit *Xenylla brevisimilis* in den Moosen des Beckens.

Zugleich hat die statistische Untersuchung jeder Collembolenart es ermöglicht, ihre Häufigkeit sowie ihre Abundanz in den verschiedenen Biotopen des Botanischen Gartens zu bestimmen.

Die Kombinierung beider Begriffe gibt uns eine richtige Idee des Erzeugungs- und Ausbreitungsvermögens der Formen in den optimalen Bedingungen des Lebens. Im letzten Teil hat die Nebeneinanderstellung der ökoklimatischen Angaben und der in den Kleinfaunen der Collembolen beobachteten Schwankungen im Gang des Jahres, betreffs der Qualität sowie der Quantität, das Vorhandensein von 2 Typen vor Augen gelegt:

— der eine, in der kalt-feuchten Zeit, wird durch die Ausbreitung gewisser kryophilen Arten charakterisiert (*Hypogastrura purpurescens, H. boldorii, H. crassaegranulata*) und ist bei weitem der reichere.

— der andere, in der warm-trockenen Zeit, verliert die obengesagten Arten, indem auch der Anteil der ausdrücklich hygrophilen Arten minder wird (*Isotomurus palustris*) zum Vorteile von widerstandsfähigeren oder ausdrücklich xérophilen Arten (*Xenylla brevisimilis*).

In der Trockenzeit sieht man auch, daß gewisse Arten nach geschützeren Habitats (z. B. Habitat 1) entweichen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß im Widerstreit mit dem was in den epigaïschen Kleinfaunen beobachtet, die kalte Jahreszeit, weit entfernt eine Verarmung der Bodenfauna mit sich zu bringen, in Wirklichkeit für viele Arten die Zeit der maximalen Ausbreitung ist, besonders infolge der großen Feuchtigkeit der verschiedenen Habitats.

Dementsprechend soll der Begriffe von „Winterarten", wie man in vielen Arbeiten lesen kann, mindestens unter unseren Breiten revidiert werden.

Man soll eher sagen: „Arten, die vorzugsweise im Winter leben".

Davon sind im Botanischen Garten von Toulouse *Hypogastrura purpurescens, boldorii, crassaegranulata* unbestreitbare Beispiele.

8 Bibliographie

CASSAGNAU, P., 1953. Contribution à l'étude d'un Collembole: *Proctostephanus Stuckeni.* Bull. Soc. Hist. Nat. Toul., **88**, 39—58.

— 1955. L'influence de la température sur la morphologie d'*Hypogastrura purpurescens* (LUBBOCK), Collembole Poduromorphe C. R. Acad. Sciences, **240**, 1483—1485.

— 1956. Modifications morphologiques expérimentales chez *Hypogastrura Boldorii* DENIS C. R. Acad. Sc., **243**, 603—605.

— 1961. Ecologie du sol dans les Pyrénées Centrales; les Biocénoses de Collemboles. Paris, Hermann édit., 1—235.

— 1962. Faune française des Collemboles XII: Les Collemboles des jardins de Toulouse. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse (sous-presse).

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1951. Microfaune des pays tempérés et tropicaux. Vie et Milieu, suppl., **1**, 1—360.

GISIN, G., 1952. Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Rev. Suisse Zool., **59**, 543—578.

GISIN, H., 1956. L'évolution du peuplement des Collemboles dans deux tas de feuilles composiées dans des conditions différentes. 6° Congr. Int. Sc. Sol. **3**, 11—14.

— 1960. Collembolenfauna Europas. Genève, 1—312.

MIQUEL-MAURIN, 1958. Révision des espèces cultivées au Jardin Botanique de Toulouse. Toulouse (D. E. S. manuscrit).

PSCHORN-WALCHER, H., et P. GUNHOLD, 1957. Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen. Z. Morph. Ökol. Tiere., **46**, 342—354.

RIOUX, J. A., 1958. De quelques concepts en Biocénotique. Bull. Serv. Carte. Phytogeog. série B, **3**, 127—150.

SHEALS J. G., 1957. The Collembola and Acarina of uncultivated soil. J. Anim. Ecol., **26**, 125 bis 134.

Adresse des auteurs: P. CASSAGNAU et O. ROUQUET, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences Toulouse (H. G.), France.